植物营养与肥料学报 2000,6(1):63～68
Plant Nutrition and Fertilizer Science

不同供硫水平下烟草硫营养及对 N、P、Cl 等元素吸收的影响

刘 勤 赖辉比 曹志洪
(中国科学院南京土壤研究所,江苏南京 210018)

摘要:对不同供硫水平下烟草生长发育及硫营养吸收、代谢进行了研究。结果表明,缺硫烟草生育期推迟,甚至不能现蕾;株高、茎粗、叶片长和宽、干重、根系生物量均明显低于较正常供硫植株。烟草能耐高浓度外界硫供给,完成生育期,但茎粗、叶宽显著低于正常供硫处理。随着供硫水平增加至正常,烟草植株全硫含量迅速升高,过量供硫下,植株继续奢侈吸收大量硫,含量可达到 14.10g/kg。植株全硫的增加,极少量以氨基酸硫形态增加,大分子蛋白质硫含量基本保持不变,其余大多数以硫酸盐形态存在。全硫与无机硫含量呈极显著正相关($r=0.9713^{**}$)。硫与氮的吸收和代谢相互促进和抑制($r=0.6136^{*}$),缺硫和过量硫均抑制植株对磷的吸收,而随着供硫增加体内氯含量一直下降。

关键词:烟草;全硫;无机硫;有机硫;氮;磷;氯
中图分类号:S153.6;S572

硫是植物必需营养元素之一。植物吸收利用硫主要是通过根系主动吸收 SO_4^{2-}。无机 SO_4^{2-} 通过蒸腾流运输到地上部,并主要在叶片叶绿体中还原为有机硫化合物[1,2]。植物可能通过 SO_4^{2-} 本身或其同化代谢产物(半胱氨酸、甲硫氨酸或谷胱甘肽)调节控制对硫的吸收[3,4]。谷胱甘肽可能是植株硫酸盐吸收的调节信使[5~7]。通过调节,根系和地上部硫营养得以协调,保证植株的正常生长发育。但目前植株对硫酸盐的忍耐程度及根系供给不同量硫酸盐营养对地上、地下部硫代谢的影响还缺乏研究。特别是外界高硫环境下植株的适应和调节机理仍不清楚。为此,研究了根系不同硫酸盐供给量对烟草生长发育、硫代谢和运转及对氮磷氯等营养元素吸收的影响。为探明硫营养代谢特性及过量硫使烟叶燃烧性变差、品质下降[8,9]的机理等提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

烟草种子(品种 NC89)催芽后播于蛭石中育苗。待幼苗 5～6 片真叶时,移至内装石英砂的塑料杯中,供给 1/2 Hoagland 营养液和适量微量元素假植培养。至约 8 片真叶时,移入 3L 白瓷钵中以处理溶液培养,每钵一株,钵口盖白色泡沫板。

硫处理营养液以 Hoagland 为基础,加入 Arnon 微量元素液。设计缺硫 0mg/L(CK)、正常供硫(S) 64mg/L(N)、高量硫(S)576mg/L(H) 等 3 个处理。每个处理培养 27 盆。除陪伴离子钠浓度不同外,NO_3^-、$H_2PO_4^-$、K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、Cl^- 等所有处理都相同,分别为 19、2、7、5、2、0.02mmol/L,其它微量元素也相同。培养初期,营养液每 7 天换一次,旺盛生长期每 5 天换一次。每天通气,并添加蒸馏水至相同体积。

收稿日期:1999-01-26

新换营养液 pH 均调至 6.0～6.2 之间。烟株现蕾时留 20 叶打顶,及时抹芽,共培养 100 天。培养 65 天后逐渐减少供氮,叶片自下向上逐渐成熟,分期采收。各处理所有的重复植株混合采收,60℃ 下烘干,过 0.25mm 筛后用于分析。

1.2 样品测定

全硫(TS):称取样品 0.2g 左右于消化瓶中,加入 10mL 70% $HClO_4$ 和 65% HNO_3 混合液(1:10)过夜,先低温消化,然后逐渐升温消化至完全,定容后于 ICP-OES 上测定分析。

水溶性硫(SS):精确称取 1g 左右样品,加入 50mL 蒸馏水,振荡半小时后过滤,吸取滤液 5mL 于消化瓶中,同样加入 10mL 全硫分析用的酸混合液过夜,同全硫一样消化至完全,蒸馏水定容后,ICP 测定。

无机硫(Io-S):水提取液在 420nm 下 $BaSO_4$ 比浊测定。

大分子水不溶性硫(Wis-S) = TS - SS。

水溶性小分子有机硫(Ws-S) = SS - Io-S。

氮用改进凯氏定氮法;钒钼黄比色法测定全磷;微机电位自动滴定测定氯;纸称重法测定叶面积。

2 结果与讨论

2.1 不同硫处理对水培烟草生长发育的影响

对照供硫较少,烟草植株生长发育受到严重影响。移苗后 10 天,上部叶片出现失绿症状,色泽淡黄泛白;下部老叶较正常,绿色。植株细弱,叶片瘦窄,茎粗、株高均较小(表 1),显著低于正常供硫生长的植株。下部叶片从顶端开始干枯死亡,死叶不脱落。缺硫还使植株生育期推迟,尤其抑制生殖生长,现蕾迟,有些甚至不能现蕾。正常硫处理及高量硫处理大多在移苗后 40 天左右现蕾打顶,而缺硫处理在生长发育 100 天,所有叶片采收完毕时还有 15% 植株未现蕾。

高硫处理烟草能完成生育期,叶片外表颜色与正常硫处理相似,株高受到影响较小,但植株茎粗明显小于正常供硫(表 1)。

缺硫植株叶片生长发育较差(表 2),叶长、叶宽、干重、叶面积三个叶位均显著小于正常硫处理,有些甚至小一倍以上。高量硫与正常硫处理相比,植株叶片长度没有显著差异,而叶片横向生长受到抑制,上、中部叶宽明显小于 N 处理。干重、叶面积也有一些明显差异。因此,缺硫和供硫较高均不利于烟草生长,将会显著降低烟叶产量和外观品质。

不同硫处理对水培烟草根系也有明显影响。缺硫植株根系细长,颜色白,分枝少。正常硫和高量硫处理根系较粗、短,淡黄褐色,分枝多,过量硫处理淡褐色根较多。根系生物量早期没有差异,后期 CK 和 H 处理的鲜重和干重均明显低于 N 处理(表 3)。

2.2 不同供硫水平下硫营养的吸收、代谢

由外界培养溶液供给不同水平的硫,烟草对硫的吸收差异非常明显(图 1)。缺硫时,烟草上部叶片出现失绿症状,硫含量也较低,下部老叶累积的硫相对较多。这表明了移栽前下部叶吸收利用的硫,在移栽后缺硫处理时不能再转运供给上部叶片利用。随着供硫增加至正常水平,植株吸收硫增多,叶片全硫含量升高,但不同叶位的变化量不同,上部叶增加较多,使得不同叶位硫含量相差不大。供硫水平增加到显著过量时(正常处理 9 倍),烟草叶片全硫含量继续显著增多。此时,含硫量增加不是在叶内平均分配,而是下部叶片硫大量增加,含量最高,中部叶片次之,上部叶片最少。

缺硫和硫过量对硫在体内代谢有很大的影响(图 2)。随着供硫增加,全硫(TS)含量迅

表 1　不同硫处理对烟草株高和茎粗的影响

Table 1　Effect of sulphate rates supplied on height and stem diameter

处理 Treatment	株高(cm) Height 移苗后天数 Days after transplanting			茎粗(cm) Stem diameter 移苗后天数 Days after transplanting		
	20	30	45	20	45	100
CK	19.8b	27.8b	42.0b	1.31a	1.43c	1.52b
N	26.3a	49.8a	61.8a	1.38a	1.86a	2.08a
H	23.0a	48.6a	61.0a	1.34a	1.57b	1.51b

注:a, b 是 Duncan 测验结果, P = 0.05, 下同

Note: a, b represent the results of Duncan test, P = 0.05, same as follow

表 3　不同硫处理对水培烟草根系生物量的影响

Table 3 Effect of sulphur application on biomass of roots

处理 Treat.	移苗 30 天 30 days after transplanting		采收时 Harvest	
	鲜重 FW(g)	干重 DW(g)	鲜重 FW(g)	干重 DW(g)
CK	60.8	4.39a	58.2c	4.56c
N	71.7	5.27a	92.3a	7.76a
H	65.2	4.96a	71.9b	5.61b

表 2　不同硫处理对叶片生长的影响 (20 片叶平均值)

Table 2　Effect of sulfur application on leaf growth (Average of 20 leaves)

处理 Treatment		叶长 Length (cm)	叶宽 Width (cm)	干重 Dry wt. (g)	叶面积 Arce (cm^2)
下 L	CK	32.3	13.4	1.27	263.1
	N	41.5	16.7	1.85	445.6
	H	38.7	15.8	1.80	348.0
$LSD_{0.05}$		2.9	1.5	0.3	63.6
中 M	CK	34.0	13.9	1.30	293.0
	N	41.7	20.3	3.46	544.1
	H	41.2	18.0	2.69	492.2
$LSD_{0.05}$		2.5	1.7	0.6	62.1
上 U	CK	30.6	12.6	1.60	244.6
	N	39.1	18.8	3.88	475.8
	H	38.3	15.6	3.22	419.4
$LSD_{0.05}$		2.7	2.0	0.6	73.7

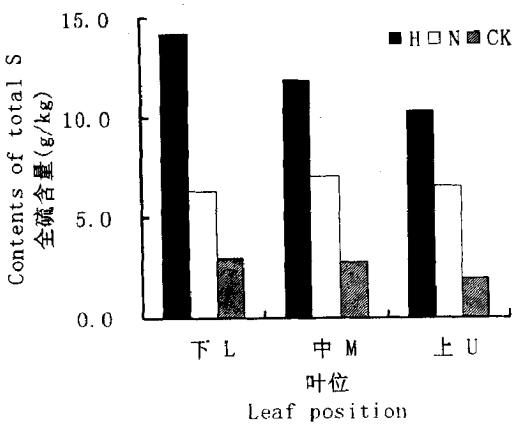

图 1　不同供硫水平下烟草叶片全硫含量

Fig.1　The contents of total sulphur in leaves of various sulphur application

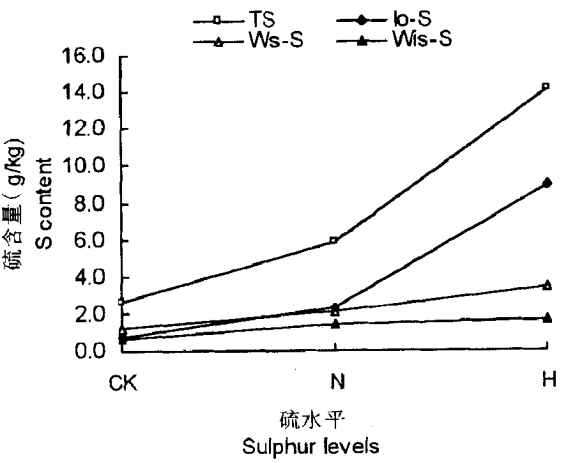

图 2　不同水平硫处理对下部叶片硫代谢的影响

Fig.2　The effect of sulphur application levels on sulphur metabolism in lower leaves

速上升，而大分子水不溶性硫(Wis-S，基本是蛋白质)缺硫时含量较低，供硫增加至正常时合成渐增。而供硫继续升高，即使严重过量，Wis－S含量并没有什么变化。表明缺硫时蛋白质合成受阻，Wis-S含量低；不缺硫情况下，蛋白质硫不随供硫多少而发生显著变化。水溶性小分子有机硫(Wis-S，谷胱甘肽、蛋氨酸、半胱氨酸等)缺硫时也较低，正常供硫时合成增多，供硫水平过量时其含量仍继续有所增加。因此，供硫提高，有机硫合成略有增加，且增加的硫以水溶性氨基酸存在。

无机硫(Io-S)含量在缺硫时很低，植株吸收的硫绝大多数用于构建植物体结构功能蛋白。随着供硫增加，Io-S含量略有上升。外界硫水平过量时，体内SO_4^{2-}含量也迅速增多，达到全硫的63.7%。中部和上部叶片硫合成和代谢与上部叶片有相近的变化趋势，仅仅是SO_4^{2-}含量下部叶片增加更多，而上、中部叶片相对较少。硫酸盐含量与叶片全硫含量呈极显著正相关(图3)，其相关系数为r＝0.9713**。

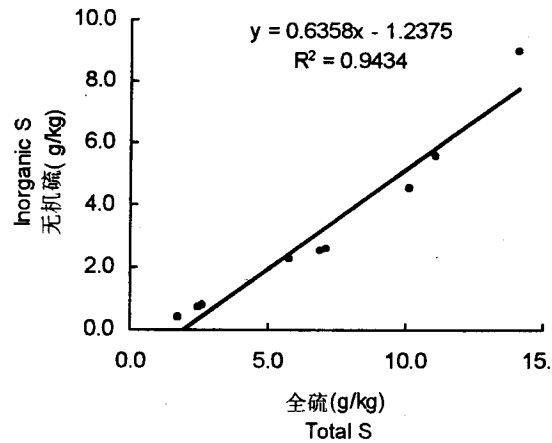

图3 叶片全硫和无机硫累积的关系

Fig.3 The correlation of total sulphur and inorganic sulphur in leaf

2.3 不同硫水平下N、P、Cl等营养的吸收

与正常硫处理相比，缺硫处理显著抑制植株对氮的吸收(图4)，全氮含量明显较低，氮代谢受到抑制。而过量供硫时，上、中叶片全氮含量进一步增加；下部叶片由于衰老而分解运转使氮没有明显增加。全氮和全硫含量作相关曲线表明，两者呈显著正相关(r＝0.6136*)，其吸收和代谢相互促进或抑制。

供硫对叶片磷吸收的影响不同于氮。正常供硫时，植株生长发育旺盛，有利于磷的吸收，磷含量最高。缺硫植株生长异常，磷吸收减少。过量供硫则显著抑制对磷的吸收，上、中部叶片磷的含量与正常处理相比，分别下降了27.4%、29.5%，这种抑制可能是由于磷和硫都是以阴离子被吸收，相互间竞争吸收的结果。

同为阴离子的氯，不同供硫下叶片对其吸收累积则明显不同磷(图5)。增加硫供给，氯离子吸收一直受到抑制而含量下降。因而，云贵烟区烟叶中硫含量过高可能是导致Cl含量过低的原因之一，进而在钾肥选择中不能有太多的硫酸钾。缺硫时，植株生长发育不良，磷吸收被抑制，而由于Cl^-膜渗透性较高[1,10]，因而植株能够吸收较多Cl^-。供硫增加到正常水平时，生长代谢旺盛，磷吸收后很快同化为有机物，促进了吸收，含量增加。硫和氮吸收后也同样被大量合成利用，促进吸收增多；而植物体内氯离子生理需求量低，它通常以游离形态存在，较高的硫、硝态氮、磷对Cl^-竞争抑制，从而Cl^-吸收明显下降。过量供硫时抑制作用进一步加重[11,12]。

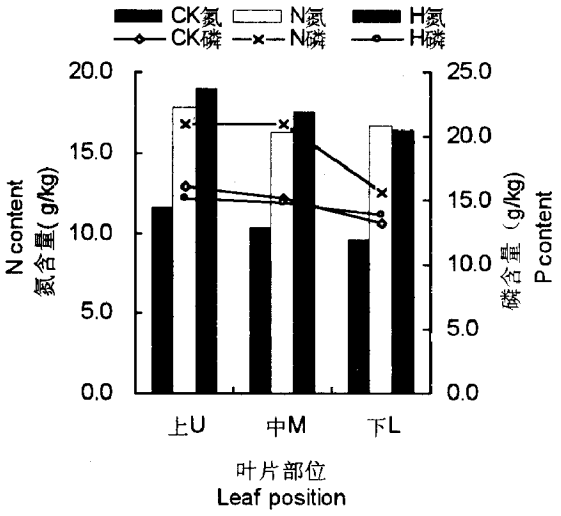

图 4　不同供硫水平对不同叶位叶片氮、磷吸收的影响

Fig.4　The contents of nitrogen and phosphorus in leaves of various sulphate rates supplied

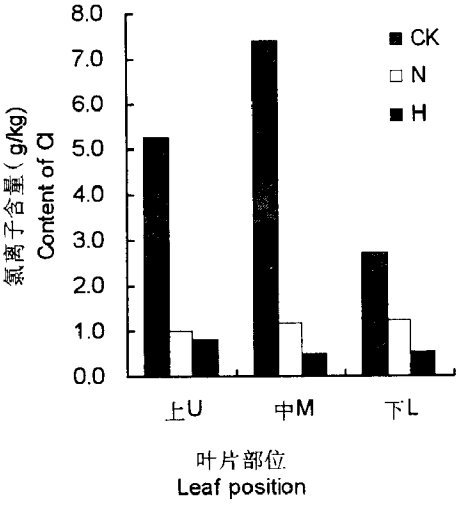

图 5　不同供硫对不同叶位叶片氯离子吸收的影响

Fig.5　The effect of sulphur application on Cl^- in leaves

3　讨论

烟草是需硫较多的植物[9],能耐较高浓度的硫营养,但当供硫超过植株自身调节能力后,则影响植物体的正常生长、代谢,对植株细胞的横向分裂、扩展产生明显抑制作用,植株茎粗、叶片宽显著低于正常供硫。过量供硫引起体内硫代谢的显著变化。植株奢侈吸收大量的硫,全硫含量显著增加。增加的硫,少部分以含硫氨基酸存在,绝大多数以硫酸盐形式贮存在体内,且下部叶片硫酸盐最多,而蛋白质中的硫仍基本保持不变。

硫酸盐主要在地上部叶片中被同化利用,同化产物谷胱甘肽可能是调节吸收过量硫的信使之一[6,13]。但植株在不同水平硫酸盐培养下,体内硫水平增加几倍,显然,植物体本身不能很好调节抑制硫酸盐的过量吸收[14]。地上部通过谷胱甘肽作为信使,调节硫酸盐吸收的假说[2],就不能有效解释高硫酸盐供给水平下的吸收调节[2,14]。植物体可能通过类似于磷的木质部途径或其它机理调节[15],有待于进一步研究。

参 考 文 献

1　Mengel K, Kirkby EA. Principles of plant nutrition (4th Edition). Bern: International Potash Institute. 1987, 11～19.

2　Rennenberg H. The fate of excess sulfur in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 1984, 35:121～153.

3　Clarkson DT, Smith FW. Regulation of sulphate transport in a tropical legume, *Macroptilium atropurpureum*. *cv. siratro*. J. of Exp. Bot., 1983, 34:1463～1483.

4　Cram WJ. Sulphate accumulation is regulated at the tonoplast. Plant Sci. Lett., 1983, 31:329～338.

5　Herschbach C, Rennenberg. H. Influnce of glutathione (GSH) on sulphate influx, xylem loading and exudation in excised tobacco roots. J. of Exp. Bot., 1991, 42(241):1021～1029.

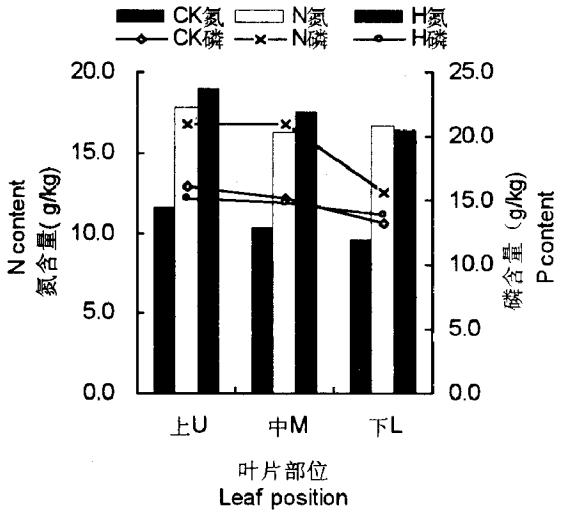

图 4　不同供硫水平对不同叶位叶片氮、磷吸收的影响

Fig.4　The contents of nitrogen and phosphorus in leaves of various sulphate rates supplied

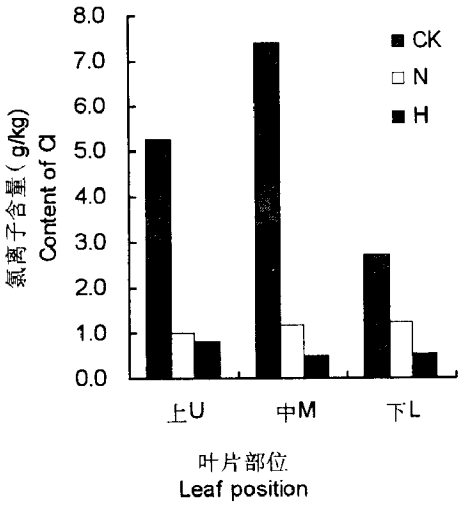

图 5　不同供硫对不同叶位叶片氯离子吸收的影响

Fig.5　The effect of sulphur application on Cl^- in leaves

3　讨论

烟草是需硫较多的植物[9],能耐较高浓度的硫营养,但当供硫超过植株自身调节能力后,则影响植物体的正常生长、代谢,对植株细胞的横向分裂、扩展产生明显抑制作用,植株茎粗、叶片宽显著低于正常供硫。过量供硫引起体内硫代谢的显著变化。植株奢侈吸收大量的硫,全硫含量显著增加。增加的硫,少部分以含硫氨基酸存在,绝大多数以硫酸盐形式贮存在体内,且下部叶片硫酸盐最多,而蛋白质中的硫仍基本保持不变。

硫酸盐主要在地上部叶片中被同化利用,同化产物谷胱甘肽可能是调节吸收过量硫的信使之一[6,13]。但植株在不同水平硫酸盐培养下,体内硫水平增加几倍,显然,植物体本身不能很好调节抑制硫酸盐的过量吸收[14]。地上部通过谷胱甘肽作为信使,调节硫酸盐吸收的假说[2],就不能有效解释高硫酸盐供给水平下的吸收调节[2,14]。植物体可能通过类似于磷的木质部途径或其它机理调节[15],有待于进一步研究。

参 考 文 献

1　Mengel K, Kirkby EA. Principles of plant nutrition (4th Edition). Bern: International Potash Institute. 1987, 11～19.

2　Rennenberg H. The fate of excess sulfur in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 1984, 35:121～153.

3　Clarkson DT, Smith FW. Regulation of sulphate transport in a tropical legume, *Macroptilium atropurpureum*. *cv. siratro*. J. of Exp. Bot., 1983, 34:1463～1483.

4　Cram WJ. Sulphate accumulation is regulated at the tonoplast. Plant Sci. Lett., 1983, 31:329～338.

5　Herschbach C, Rennenberg. H. Influnce of glutathione (GSH) on sulphate influx, xylem loading and exudation in excised tobacco roots. J. of Exp. Bot., 1991, 42(241):1021～1029.